不同生长时期马缨杜鹃光合特性的变化及其主要影响因素

蔡艳飞[1,2,3], 彭绿春[1,2,3], 宋 杰[1,2,3], 张 露[1,2,3], 解玮佳[1,2,3], 瞿素萍[1,2,3*]

（1. 云南省农业科学院花卉研究所，昆明 650205；2. 国家观赏园艺工程技术研究中心，昆明 650205；3. 云南省花卉育种重点实验室，昆明 650205）

摘要：为了解高山杜鹃的光合能力在不同季节对环境因子适应的动态变化，以被广泛引种栽培的马缨杜鹃（*Rhododendron delavayi*）为材料，露天种植在 2 加仑塑料盆中，利用气体交换技术和叶绿素荧光技术测定了不同生长时期马缨杜鹃光合特性的动态变化，探讨不同生长阶段影响马缨杜鹃光合作用的主要生理生态因子。结果表明：在云南昆明地区，马缨杜鹃的生长与其光合变化重叠，光合特性的季节变化可准确反映其生长周期的变化。在 5 月—7 月的生长初期，马缨杜鹃的光合速率（P_n）快速增加，气孔导度（G_s）是此阶段影响马缨杜鹃光合速率的决定性因素，空气相对湿度（*RH*）则通过影响 G_s 和蒸腾速率（T_r）来对 P_n 产生较大的间接效应，可通过增加 *RH* 来激发光合潜能以促进生长；在 7 月—10 月的生长盛期，*RH* 高，G_s 大，P_n 较高且稳定，但受昆明地区独特气候的影响，该时期内较低的气温（*Temp*）是影响该时期光合生理的重要因子，此阶段可通过增加 *Temp* 来提高 P_n 以促进马缨杜鹃的快速生长；在 10 月之后的生长后期，*Temp* 和 *RH* 快速下降，气孔关闭，光合系统II的光能转化效率（F_v/F_m）和 P_n 逐渐降低，G_s 和 F_v/F_m 是该阶段影响光合作用的主要因子。研究结果可为马缨杜鹃的科学栽培及推广应用提供重要参考。

关键词：马缨杜鹃，光合作用，温度，湿度

中图分类号：Q945　　　　　　　　**文献标识码：**A

Changes of photosynthetic characteristics of *Rhododendron delavayi* in different growth phases and influencing factors

CAI Yanfei[1,2,3], PENG Lvchun[1,2,3], SONG Jie[1,2,3], ZHANG Lu[1,2,3], XIE Weijia[1,2,3], QU Suping[1,2,3*]

(1. *Flower Research Institute, Yunnan Academy of Agricultural Sciences*, Kunming 650205, China; 2. *National Engineering Research Center for Ornamental Horticulture*, Kunming 650205, China; 3. *Key Lab of Yunnan Flower Breeding*, Kunming 650205, China)

Abstract: In order to understand the dynamic changes of photosynthetic capacity of Rhododendron in different seasons to adapt to environmental factors. *Rhododendron delavayi*, which was widely introduced and cultivated, was planted in a 2-gallon plastic basin in the open field. The dynamic changes of photosynthetic characteristics and influencing factors in different growth phases have been investigated by the technique of gas exchange and chlorophyll fluorescence. The results indicated that the growth cycle of *R. delavayi* were almost overlaps with photosynthetic variation at Kunming area. The change of photosynthetic characteristics reflected the change of growth cycle. In the early growth period from May to July, the photosynthetic rate (P_n) increased rapidly, the stomatal conductance (G_s) was the decisive factor affecting P_n. The relative humidity of air (*RH*) had a significant indirect effect on P_n by affecting G_s and transpiration rate (T_r). The P_n and growth could be stimulated by increasing *RH* at this phase. In the peak growth period from July to October, the *RH*, P_n and G_s of *R. delavayi*

基金项目：国家自然科学基金（31760229）；云南省应用基础研究计划面上项目（2018FB069）；云南省科技计划项目（2018BB010）[Supported by the National Natural Science Foundation of China (31760229); the Applied Basic Research Project of Yunnan Province (2018FB069); the Science and Technology Project of Yunnan Province (2018BB010)]。

作者简介：蔡艳飞(1982-)，女，云南石屏人，博士，副研究员，主要从事植物生理及应用研究，(E-mail) caiyanfei1013@126.com。

***通信作者：**瞿素萍，硕士，研究员，从事花卉遗传育种及标准化研究，(E-mail)1035496319@qq.com。

were high and stable. However, lower temperature (*Temp*) in this phase is a unique climate character in Kunming area. Low Temp became an important factor affecting photosynthetic capacity at this phase, and increasing *Temp* can improve P_n and promote the growth of *R. delavayi*. In the late growth phase after October, *Temp* and *RH* decreased rapidly, stomata closed gradually, the maximum quantum efficiency of photosynthetic system II (F_v/F_m) and P_n were declined. G_s and F_v/F_m were the main factors affecting photosynthesis at this stage. Our results can provide important reference for the cultivation and popularization of *R. delavayi*.
Key words: *Rhododendron delavayi*, photosynthesis, temperature, relative humidity

杜鹃花（*Rhododendron*）是世界著名的园林观赏植物，素有“没有杜鹃不成园林”的美誉。高山杜鹃特指杜鹃花属中常绿阔叶种类及其杂交后代的总称，具有花大色艳、四季常绿等特点，在西方园林中已被广泛应用。近年来，高山杜鹃逐渐成为我国年宵花和高档园林绿化的新宠，受到广泛关注，具有良好的市场开发前景（李志斌等，2010）。

云南不仅是杜鹃花属植物的分布中心（Fang et al., 2005），也是高山杜鹃规模化和产业化生产的重点区域，拥有许多具有优异性状的高山杜鹃种类，已被欧洲、美洲及我国多个地区广泛引种栽培。云南地处高原，受低纬度高海拔的影响，形成了这一地区独特的光照、温度、降水和湿度的季节性变化特征（张一平，1998）。高山杜鹃引种区的气候条件可能与天然分布区存在巨大差异，不同生长环境下的物候发生期会有所变化，加上环境因子如光合有效辐射、气温和空气相对湿度的季节性改变，势必影响植物对环境的适应性（Caroline & Roger, 2003; Urban et al., 2017; Moerdijk - Poortvliet et al., 2018）。

光合作用是植物生长发育的基础，不仅与植物遗传特性有关，还受到诸多环境因素如光照、温度、水分等环境因素的影响，植物对环境的适应能力直接或间接的与光合能力相关（Turnbull et al., 2002；Chandra et al., 2003；倪建中等，2015）。对环境变化具有却较强适应能力的物种往往具有更高的、遗传决定的光合适应潜力，其能够根据光照、温度、水分的变化来改变光合特性，从而使植物适应环境的能力处于一种动态调节过程中（Major & Dunton, 2000）。近年来，植物在不同季节或不同生长时期光合能力的动态变化逐渐成为生态学研究的又一热点问题。然而，目前关于杜鹃属植物光合特性研究的时间跨度主要为生长季节内的某个时段，或通过短期的人为控制环境条件来分析其光合作用特征对光照、温度、水分等特定环境变化的响应（王松等，2012；申惠翡等，2016；李畅等，2015；Cai et al., 2014；Cai et al., 2015；Die et al., 2017；宋杰等，2019），对杜鹃花在整个生长期内叶片光合作用的动态变化连续观测尚未见报道。

本研究以云南地区广泛引种栽培的马缨杜鹃（*Rhododendron delavayi*）为材料，通过对其不同生长时期内光合特性进行连续观测，分析不同生长期内环境因子对光合作用的影响，明确不同生长阶段影响马缨杜鹃光合作用的主要生理生态因子。研究结果可以更好的了解其对环境因子季节性变化的适应性，探索适合当地环境条件的栽培措施，这对于高山杜鹃的科学引种、完善和改进高山杜鹃生产、栽培过程中的环境管理和控制具有很好的理论和实践指导意义。

1 材料与方法

1.1 试验地概况

试验在云南省昆明市省农业科学院花卉研究所大春河基地进行（海拔1 957 m，102°35′2″ E、24°34′45″ N）。试验地属于季风气候，年均温14.5 ℃，年均降雨量1 035 mm，11月至次年5月为旱季，6月—10月为雨季，降雨量占全年降雨量的80%以上。

1.2 试验材料

马缨杜鹃种子采集于云南省师宗县菌子山景区（海拔 1 500~2 409 m，103°42′—104°34′ E、24°20′—25°00′ N），马缨杜鹃是该景区主要分布的杜鹃物种。将种子播种在云南省农业科学院花卉研究所大春河基地，随机选择大小均匀，长势一致，生长旺盛的 30 株 4 年生马缨杜鹃实生苗，露天种植在容积为 2 加仑的塑料花盆内，每盆一株，栽培基质为泥炭和椰糠按体积比（V：V）2：1 混合而成。种植后采用常规方法管理，每周浇透水 2~3 次，每月施用等量复合肥 1 次。

1.3 指标测定

1.3.1 温度、湿度监测

2015年3月—2016年2月期间，利用HOBO Pro温湿度自动记录仪，每隔半小时一次自动采集试验期内的大气温度和空气相对湿度。

1.3.2 叶片气体交换和CO_2响应曲线测定

从2015年5月15日开始至2016年1月30日期间，每隔半个月采用便携式气体交换系统LI-6400 XT（LI-6400-02；Li-Cor Inc. Nebraska, USA）测定一次净光合速率（P_n）及相关生理指标，如气孔导度（G_s）、胞间CO_2浓度（C_i）、蒸腾速率（T_r）等。测定时间选择在11：00—13：00之间，测定时叶室的光强维持在1 200 μmol m^{-2} s^{-1}，CO_2浓度维持在400 μmol mol^{-1}之间。每株测定一个叶片，至少重复测定10株。

测定CO_2响应曲线时，利用内置小钢瓶以获得不同的CO_2浓度(50、100、150、200、250、300、400、600、800、1 000、1 200、1600、2 000 μmol mol^{-1})。测定前用1 200 μmol m^{-2} s^{-1}的光强诱导叶片15 min。测定时，叶室温度设为25 ℃，相对湿度控制为60%~70%，光照强度为1 200 μmol m^{-2} s^{-1}，在每一CO_2浓度下平衡3~5 min，稳定后自动记录P_n、C_i、G_s等光合参数。每株测定一个叶片，重复测定4株。

基于以上的测定数据，根据Long & Bernacchi（2003）的方法拟合CO_2响应曲线，计算最大羧化速率（V_{cmax}）和最大电子传递速率（J_{max}）等光合作用相关参数。根据Harley et al.（1992）的方法计算叶肉导度（g_m），计算公式如下：

$$g_m = \frac{P_n}{C_i - \frac{\Gamma * \times (Jflu + 8(P_n + R_d))}{Jflu - 4(P_n + R_d)})}$$

式中，P_n、C_i来自CO_2响应曲线，J_{flu}为同一叶片的电子传递速率，Γ^*在25 ℃时为37.43（Bernacchi et al., 2002），R_d为暗呼吸速率。计算出的g_m进一步用来计算叶绿体CO_2浓度（C_c）。$C_c=C_i-(P_n/g_m)$。

1.3.3 叶绿素荧光参数测定

用CFImager叶绿素荧光成像系统（CFImager，Technologica，UK）测定该植株的暗适应最大荧光（F_m）、暗适应初始荧光（F_o），光下最大荧光（F_m'）、光下初始荧光（F_o'）和稳态荧光（F_s）等叶绿素荧光参数。首先，将叶片暗适应30 min以上，在0.52~0.85 μmol m^{-2} s^{-1}的光强下测定F_o，然后用强度为6 000 μmol m^{-2} s^{-1}的饱和脉冲光测定F_m。20 s后，用光强为1 200 μmol m^{-2} s^{-1}的活化光照射3 min，然后用强度为6 000 μmol m^{-2} s^{-1}的饱和脉冲光照射800 ms，测定F_o'、F_m'、F_s。根据公式计算光合系统II（*PSII*）的最大量子产量（F_v/F_m）、*PSII*实际量子产量（Φ_{PSII}）、开放的*PSII*反应中心光化学量子效率（F_v'/F_m'）、光化学淬灭系数（F_q'/F_v'）、非光化学淬灭系数（*NPQ*）和光合电子传递速率（J_{flu}）。计算公式如下：$F_v/F_m=(F_m-F_o)/F_m$；$\Phi_{PSII}=(F_m'-F_s)/F_m'$；$F_v'/F_m'=(F_m'-F_o')/F_m'$；$F_q'/F_v'=(F_m'-F_s)/(F_m'-F_o')$；$NPQ=(F_m-F_m')/F_m'$；$J_{flu}=\Phi_{PSII}\times PPFD\times 0.5\times 0.84$（Valentini et al., 1995）。每株测定一个叶片，重复测定4株。

1.4 数据分析

所有数据采用统计软件SPSS 16.0 for Windows软件包(SPSS Inc., Chicago, USA)进行多重比较、差异显著性检验、回归分析、简单相关分析和通径分析。所有统计图采用Microsoft Office Excel绘制，图表中数据为平均值±标准误。

2 结果与分析

2.1温度和相对湿度的变化

试验地1月—2月气温（*Temp*）较低，月均气温在10 ℃以下，且在1月伴有极端低温天气出现，月均空气相对湿度（*RH*）较高，维持在65%左右；3月—5月，气温快速上升，月均空气相对湿度较低，维持在60%以下，最低相对湿度出现在3月，5月的月均气温达到20.83 ℃，接近全年最高月均气温，整体为干热天气；6月—10月，为主要的降雨期，月均温度维持在17~21 ℃之间，月均相对湿度维持在70%以上，8月的月均相对湿度高达85%，整体为湿润凉爽天气；11月—12月，气温逐渐下降，但月均温仍维持在10 ℃以上，月均相对湿度在70%~75%之间，整体为湿润冷凉天气（图1）。

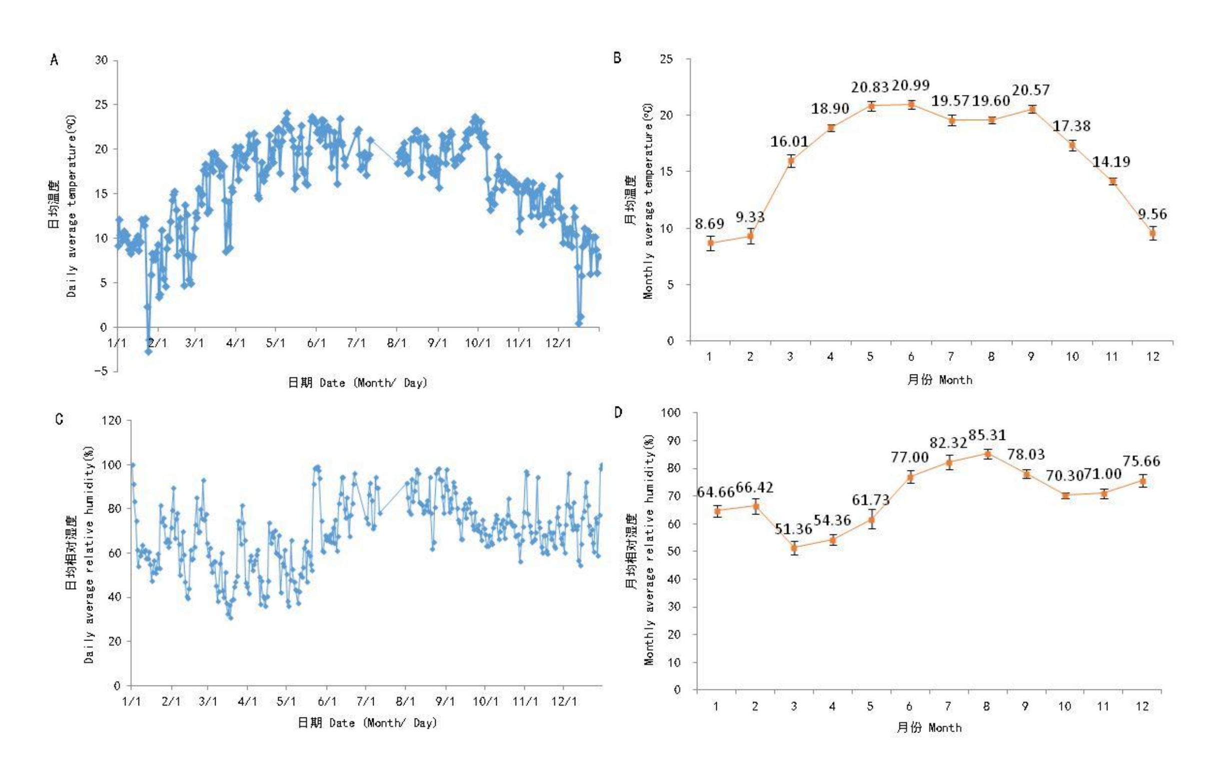


图 1 试验期内日均温度、月均温度、日均相对湿度和月均相对湿度变化

Fig.1 Course of daily and monthly average temperature and relative humidity in experimental period

2.2马缨杜鹃生长发育阶段的划分

经多年持续观测云南昆明地区马缨杜鹃的生长规律，结合段旭等（2007）、黄家涌等（2012）、黄承玲等（2010）对杜鹃苗期的划分方法，将其生长时期划分为以下 4 个时期：1. 萌动期：4 月中旬至 5 月中旬，茎端叶芽快速增大并开始萌发幼叶，幼叶呈长披针形；2. 生长初期：5 月中旬至 7 月初，叶片快速伸长、展开，叶片呈长圆状披针形，株高生长最为迅速，之后生长较为缓和；3. 生长盛期：7 月初至 10 月中，叶片颜色逐渐由嫩绿转为浓绿，生长较生长初期缓和；4. 生长后期：10 月中之后，生长缓慢甚至停滞。与贵阳地区相比，昆明地区马缨杜鹃的萌动期和生长初期提前了 20~30 d，生长盛期和生长后期则与贵阳地区基本一致。这可能是昆明地区冬、春季具有较高温度，能较早打破休眠、促进生长。

2.3光合速率和光合参数的变化

马缨杜鹃的 P_n、G_s、C_i、T_r 的变化大致分为“较低、快速上升、稳定、下降”等 4 个阶段。具体表现为 5 月份均较低，6 月份后逐渐增加，并在 6 月底达到一个较高值。此后，从 7 月中旬至 10 月中旬，除 T_r 在 9 月间有明显下降外，P_n、G_s 和 C_i 均较为稳定，维持在一个较高水平。10 月底开始缓慢下降，并在次年的 1 月中旬达到最低值（图 2）。结合马缨杜鹃的生长规律、生长时期划分和光合作用的监测，发现其生长与其光合特性变化重叠。因此，光合特性的季节变化可准确反映其生长周期的变化。在后续的分析中，将按照生长时期的划分来进行讨论。

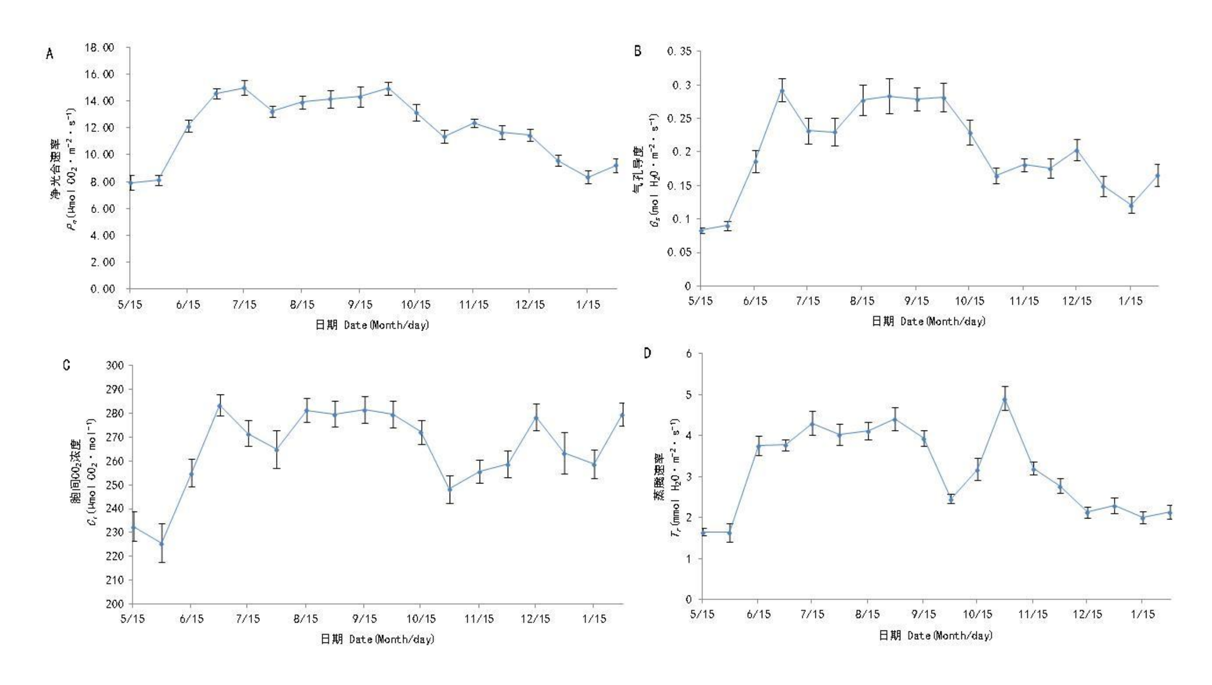


图 2 不同生长时期净光合速率（P_n）、气孔导度（G_s）、胞间 CO_2 浓度（C_i）和蒸腾速率（T_r）的变化

Fig.2 Variations of net photosynthetic rate (P_n), stomatal conductance (G_s),intercellur CO_2 concentration (C_i) and transpiration rate (T_r) in different growth phases

在萌动期，马缨杜鹃叶片具有较高的最大羧化速率（V_{cmax}）和最大电子传递速率（J_{max}），但此时叶肉导度（g_m）和叶绿体 CO_2 浓度（C_c）较低，表明在此阶段已经具备较大的光合潜能，但 CO_2 在光合器官中的扩散阻力较大，限制了光合作用的增加；在生长初期，虽然 V_{cmax} 和 J_{max} 轻微下降，但 g_m 和 C_c 则逐渐增加；在生长盛期，V_{cmax} 和 J_{max} 维持在较为稳定的数值，g_m 和 C_c 则是在 9 月中时达到最高值，表明在生长初期和生长盛期，其生长受外界环境影响不明显，呈现出一定的稳定性和对环境的抗逆性；在生长后期，V_{cmax}、J_{max}、g_m 和 C_c 均下降，维持在较低水平（图 3），光合活性降低，生长缓慢或停止。

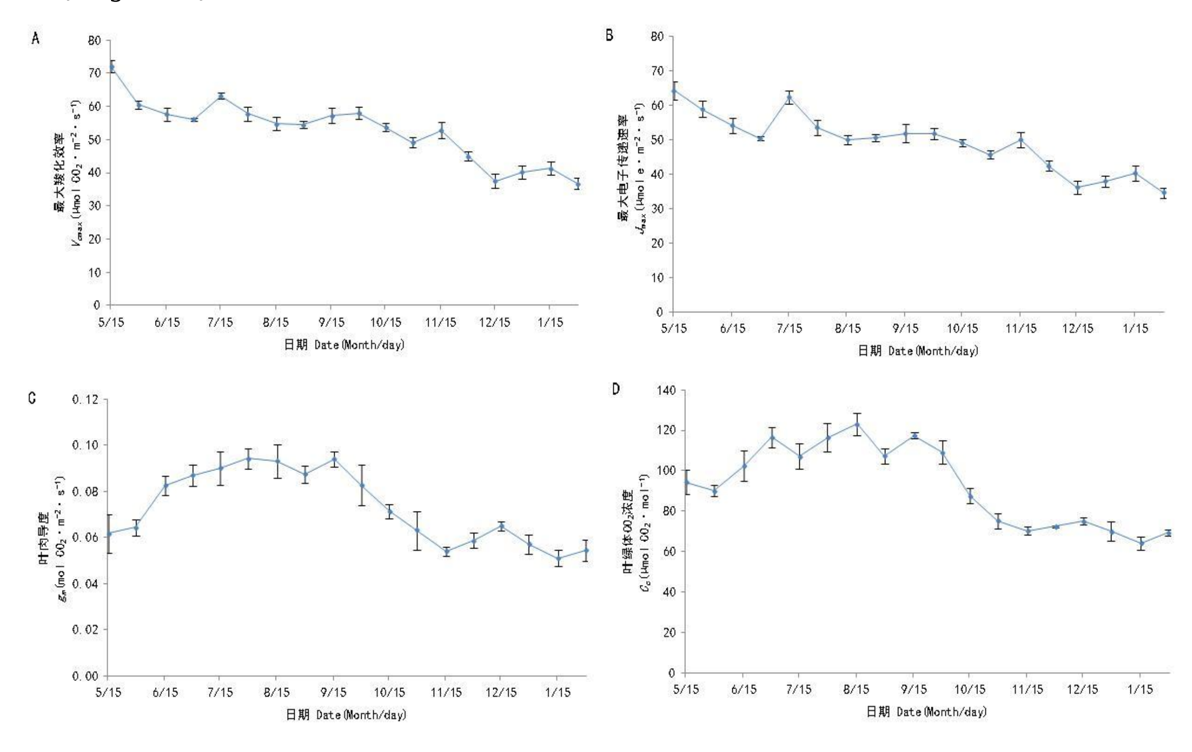


图 3 不同生长时期最大羧化速率（V_{cmax}）、最大电子传递速率（J_{max}）、叶肉导度（g_m）和叶绿体 CO_2 浓度（C_c）的变化

Fig.3 Variations of rubisco maximum carboxylation rate (V_{cmax}), maximum electron transport rate (J_{max}),

mesophyll conductance (g_m) and chloroplast CO_2 concentration (C_c) in different growth phases

2.4叶绿素荧光参数的变化

从萌动期到生长盛期，马缨杜鹃 PSII的最大量子效率（F_v/F_m）较高，维持在 0.81~0.82 之间，到生长后期，F_v/F_m 逐步下降至 0.76~0.78 之间，表明光化学效率较之前有所下降；在萌动期时，PSII的实际量子效率（Φ_{PSII}）、PSII开放反应中心量子效率（F_v'/F_m'）、光化学淬灭系数（F_q'/F_v'）和光合电子传递速率（J_{flu}）均较低，非光化学猝灭系数（NPQ）则较高，此后，Φ_{PSII}、F_v'/F_m'、F_q'/F_v'和 J_{flu} 逐渐增加，并在生长初期时达到一个较为稳定的值，此后至次年 1 月底，没有显著的增加与下降；NPQ 则是在 8 月底后有所下降，但自 9 月中旬至次年 1 月，均保持一个较为稳定的水平（图 4）。

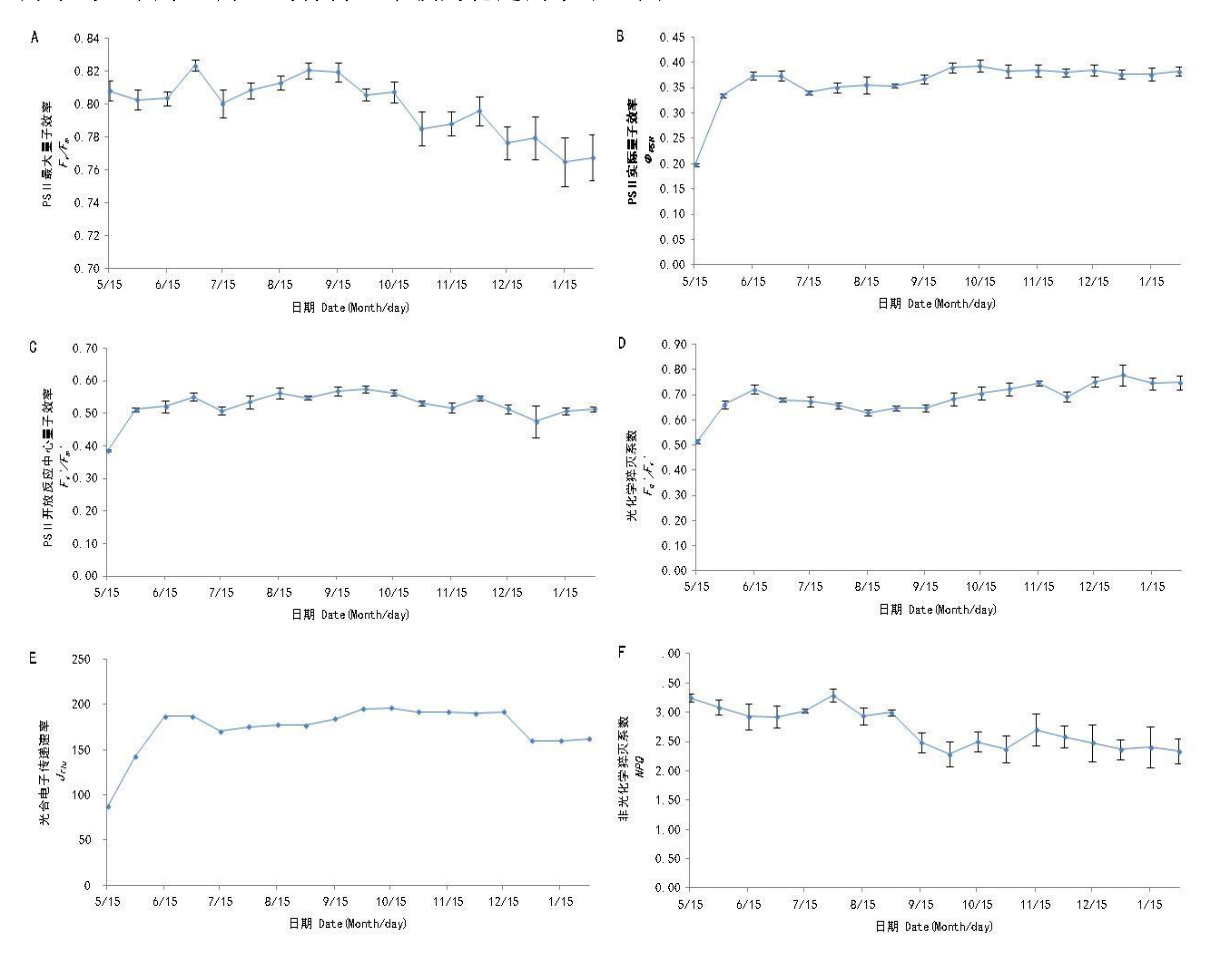
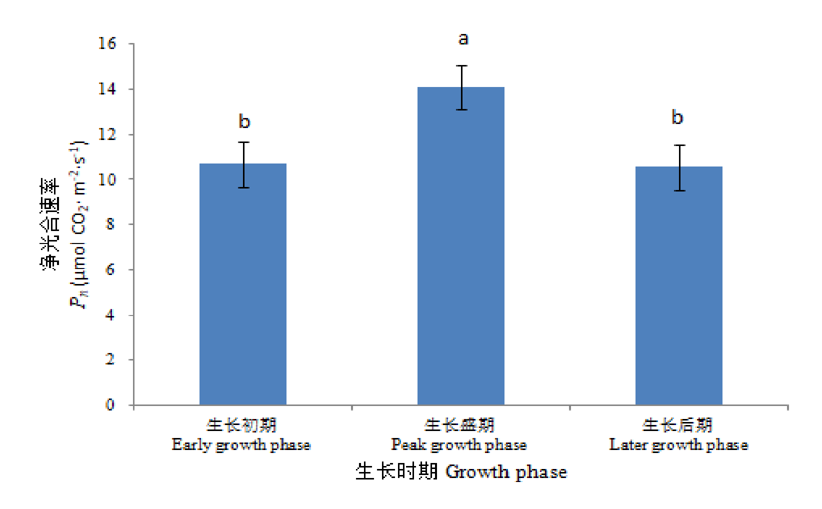


图 4 不同生长时期叶绿素荧光参数变化

Fig. 4 Variations of chlorophyll fluorescence parameters in different growth phases

2.5不同生长时期光合速率与主要生理生态因子的关系

按照不同生长时期划分，马缨杜鹃 P_n 均值的大小顺序为生长盛期>生长初期≈生长后期（图 5），主要生理因子（G_s、T_r、g_m、C_c、F_v/F_m）和生态因子（$Temp$、RH）与 P_n 之间的相关性分析表明，P_n 与 G_s、T_r、g_m、C_c、F_v/F_m、$Temp$、RH 等生理生态因子之间的相关性均达显著水平，且因子间相关性复杂（表 1）。



柱形图上不同小写字母表示0.05显著水平。

Different letters on the column represents significant level at 0.05.

图5 不同生长时期净光合速率比较

Fig.5 Comparison of net photosynthetic rate (P_n) in different growth phase

表 1 光合生理因子和环境因子之间的相关关系

Table 1 Correlation among photosynthetic and environmental factors

因子 Factors	净光合速率 P_n	气孔导度 G_s	蒸腾速率 T_r	叶肉导度 g_m	叶绿体 CO_2 浓度 C_c	PSII最大量子效率 F_v/F_m	气温 *Temp*
气孔导度 G_s	0.907**						
蒸腾速率 T_r	0.608**	0.467*					
叶肉导度 g_m	0.845**	0.849**	0.648**				
叶绿体 CO_2 浓度 C_c	0.847**	0.883**	0.607**	0.983**			
PSII最大量子效率 F_v/F_m	0.884**	0.877**	0.650**	0.857**	0.878**		
气温 *Temp*	0.889**	0.763**	0.721**	0.854**	0.854**	0.876**	
相对湿度 *RH*	0.708**	0.717**	0.623**	0.812**	0.809**	0.750**	0.614**

注：* 表示0.05 显著水平；**表示0.01显著水平。

Note: * represents significant level at 0.05；**represents significant level at 0.01.

为进一步分析不同生长阶段 P_n 与主要生理生态因子之间的关系，对各因子（X）与 P_n（Y）进行逐步多元回归分析，建立最优回归方程，得到生长初期（Y_1）、生长盛期（Y_2）、生长后期（Y_3）的回归方程分别为：Y_1=3.330+20.837G_s+0.887T_r+0.021RH（R=0.999，F= 13884.957，P=0.006），Y_2==2.215+0.604*Temp*（R=0.802，F=9.041，P=0.030），Y_3=-56.390+78.994F_v/F_m+32.344G_s（R=0.960，F=23.750，P=0.006），表明不同生长时期对 P_n 影响较大的主要因子有所不同。生长初期，生理因子 G_s、T_r 和生态因子 RH 共同影响 P_n 的变化；在生长盛期，P_n 的变化主要与生态因子 *Temp* 的变化密切相关，且在测定的 *Temp* 范围内，P_n 与 *Temp* 呈显著正相关关系；生长后期，影响 P_n 的则主要是生理因子 F_v/F_m 和 G_s。进一步，利用通径分析对影响 P_n 的各因子的权重进行分析，发现在生长初期，对 P_n 产生直接影响最大的是 G_s，其次为 T_r 和 RH，RH 通过 G_s 和 T_r 对 P_n 产生较大的间接效应；在生长盛期，仅有 *Temp* 被引入多元回归方程，其直接通径系数达到 0.802，表明该阶段 *Temp* 是影响马缨杜鹃 P_n 最大的因子；在生长后期，对 P_n 影响较大的因子为 F_v/F_m 和 G_s，其直接通径系数分别为 0.583 和 0.559（表 2）。

表 2 不同生长时期各生理生态因子对 P_n 的通径分析

Table 2 Path analysis between the factors and net photosynthetic rate (P_n) in different growth phases

生长时期 Growth phases	因子 Factors	直接通径系数 Direct path	间接通径系数 Indirect path	→G_s Through	→T_r Through	→*RH* Through	→*Temp* Through	→F_v/F_m Through

		coefficient	coefficient	G_s	T_r	*RH*	*Temp*	F_v/F_m
生长初期	G_s	0.636	0.352	—	0.302	0.052	—	—
Early growth phase	T_r	0.336	0.617	0.571	—	0.046	—	—
	RH	0.051	0.934	0.632	0.302	—	—	—
生长盛期	*Temp*	0.802	—	—	—	—	—	—
Peak growth phase								
生长后期	F_v/F_m	0.583	0.232	0.232	—	—	—	—
Later growth phase	G_s	0.559	0.242	—	—	—	—	0.242

3 讨论与结论

光合作用是植物进行物质生产的基础，不仅受到环境因子的影响，还与植物自身的生长发育和生理生态特性密切相关（Turnbull et al., 2002）。伴随着植物的生长发育和季节更替所带来的环境温度、湿度的不断变化，必然会引起植物的光合特征随季节和生长时期的更替而变化（习玉森等，2016；黄桂华等，2016；王玉才等，2017；程汉亭等，2018；黎星等，2019）。

马缨杜鹃主要分布于中国的中西部海拔 800~3 000 m 的地区，气候冷凉高湿，空气湿润，雨量充沛。昆明地区的气候与杜鹃花原生地的气候存在较大差异，11 月至次年 5 月为旱季，6 月—10 月为雨季(张一平，1998)。在萌动期，原生地的温度较低，相对湿度在 60%~80%之间，此时昆明地区的气温快速升高，平均最高气温接近 30 ℃，而空气相对湿度居全年最低水平，日间空气相对湿度甚至低至 20%，可见其水热条件的组合极不均衡，干燥的空气加剧了水分的蒸腾，极易形成干旱。因此，高温、干旱是萌动期内限制马缨杜鹃生长的关键因子，这与张长芹等（2002）的研究结果一致。干旱几乎会影响植物所有的生理功能，光合作用降低是干旱胁迫下的重要响应（Chaves et al., 2009；Campos et al., 2014）。因此，在此阶段内种植高山杜鹃需要加大灌溉量或增加灌溉次数来减少干旱胁迫带来的不利影响。

在生长初期，昆明地区逐渐进入雨季，月平均气温较高，相对湿度也逐渐增加。在此阶段，马缨杜鹃叶片内部的结构与功能发育尚不完善，叶片气孔部分关闭，气孔导度（G_s）还比较低。气孔是控制气体和水分进出植物内部和外部的门户，与植物体内水分的损失和碳收益密切相关。气孔开放有利于叶片进行光合作用的碳固定，并具有较大的蒸腾降温作用避免高温伤害；气孔关闭能减少水分消耗，降低水分亏缺带来的危险，保证较高的水分利用效率（Flexas et al., 2009）。然而，气孔部分关闭，加大了水分和气体进出气孔的阻力，这是致使马缨杜鹃 P_n 较低的重要原因，气孔限制可能是生长初期限制马缨杜鹃光合作用能力的重要因素。进一步的通径分析也表明，在生长初期对 P_n 影响最大的是 G_s，其次为 T_r 和 *RH*。可见，*RH* 是该阶段影响马缨杜鹃 P_n 的重要生态因子，*RH* 可以通过影响 G_s 和 T_r 对 P_n 产生非常大的间接效应。相对湿度降低，引起气孔关闭，进而降低了光合速率。同时，在生长初期还观察到一个很有意思的现象，马缨杜鹃在本阶段具有较高的最大羧化速率(V_{cmax})、最大电子传递速率(J_{max})和 PS II 的最大量子效率(F_v/F_m)，表明此阶段内马缨杜鹃叶片已经具备较高的光合潜能，但与生长盛期相比，此时的 P_n 值并不高。叶绿素荧光能够从光能的吸收、传递和耗散等角度分析植物光合作用过程，在植物生理学研究中常把叶绿素荧光分析和气体交换测定技术结合起来，使结果更加准确全面（蔡建国等，2017；章毅等，2019）。通过对叶绿素荧光参数进行分析，发现在生长初期 PSII的实际量子效率(Φ_{PSII})、PS II 开放反应中心量子效率(F_v'/F_m')、光化学淬灭系数（F_q'/F_v'）和光合电子传递速率（J_{flu}）均较低，而非光化学猝灭系数（*NPQ*）则较高，说明马缨杜鹃 PS II 的光化学效率和电子传递速率比较低，大量吸收的光能被以热耗散的形式消耗掉，并没有被有效的用到光合作用的光化学反应中（de Souza et al., 2013），这是导致其生长初期 P_n 值较低的重要原因之一。综合上述结果，G_s 可能是生长初期马缨杜鹃光合速率的决定性影响因素，气孔限制是该阶段光合速率的主要影响因素，而该时期较低的空气相对湿度加剧了 G_s 对 P_n 的影响。此外，该时期较低的光化学利用效率也对 P_n 造成了一定影响。在此时期，可通过改善环境的水分条件，特别是增加空气湿度，有效促进植株气孔开放，激发其最大光合潜能以增大生长量和增强环境适应性。

在生长盛期，马缨杜鹃叶片颜色逐渐由嫩绿转为浓绿，叶片内部结构与功能逐渐发育完善。受大量降雨影响，平均相对湿度在 70%以上，整体为湿润凉爽天气。在此阶段，马缨杜鹃的 G_s 和 g_m 较高，水分和

CO_2进出气孔和光合作用部位的阻力较小，有利于光合作用的进行（Chen et al., 2015）。叶绿素荧光分析也表明，此阶段 Φ_{PSII}、F_v'/F_m'、F_q'/F_v'和 J_{flu} 都维持在一个相对稳定的较高水平，表明具有较高的光合电子传递能力，能够维持光能的吸收和利用之间的平衡，光化学效率较高，拥有高效的 $NADP^+$和 ADP 再生潜能，光合能力强（Miyake et al., 2009），是马缨杜鹃生长的最佳季节。然而，值得注意的是多元回归和通径分析表明温度是本阶段影响光合作用的重要生态因子。温度作为重要的环境因子，通过影响光合作用过程相关酶的活性来影响植物的光合作用，温度过高或过低都会使植物光合作用相关过程受阻或反应速率下降，进而使植物的光合速率降低（刘贤赵等，2015）。本研究中，温度与 P_n 之间表现出显著的正相关关系，表明此阶段的月均温度可能低于高山杜鹃生长的最佳温度，处于一个亚适温的范围。在云南昆明地区，素有'遇雨入冬'的说法，就是降雨后气温会快速下降，这是此阶段平均温度不高的重要原因，也是云南昆明地区不同于其他地区的典型气候特征。短时间的亚适温不会对植物的生长发育造成严重影响。然而，长期的亚适温环境仍然会对植物的生长和光合性能产生抑制，导致气孔导度、光合色素和光合速率下降（杜清洁等，2015）。此外，亚适温会降低光合作用关键酶 Rubisco 的活性，从而降低光合性能（姜振升等，2010）。因此，在此阶段可利用大棚设施条件适当提高温度，以达到马缨杜鹃的光合最适温度范围，能够有效提高马缨杜鹃叶片的生理活性和光合速率，促进马缨杜鹃的快速生长。

在生长后期，马缨杜鹃生长缓慢甚至停滞，P_n、G_s、V_{cmax}、J_{max}、Φ_{PSII}、F_v'/F_m'、F_q'/F_v'和 J_{flu} 下降幅度较大，F_v/F_m 也下降至 0.76~0.78 之间，表明马缨杜鹃的光化学效率较生长盛期有大幅下降。F_v/F_m 下降，暗示光合机构可能发生了损伤或严重的光抑制，使植物吸收的光子超过了光合作用所能利用的数量（Wang et al., 2012）。然而，与生长盛期相比，*NPQ* 维持在一个稳定的较低的范围内，说明用于热耗散的光能和过剩光能减少（Wang et al., 2012），光化学效率的降低可能与叶片的衰老有关。随着叶片的衰老，叶绿体及泪囊体膜损伤、蛋白质等大分子降解、氧化胁迫加剧，植物的光化学性能随之降低（杨小飞和郭房庆，2014）。通径分析也表明，在此阶段，F_v/F_m 和对 G_s、P_n 的变化具有较大影响，表明 PSII的光化学效率和气孔调节是此阶段调节马缨杜鹃光合速率的主要内在驱动力，而季节变化所引起的温度和湿度的快速下降则可能是此阶段抑制马缨杜鹃光合作用的重要环境因子。

综上，本研究通过对马缨杜鹃不同生长期内的光合特性进行观测，发现马缨杜鹃的生长与其光合变化重叠，在不同生长阶段，影响马缨杜鹃光合作用的生理生态因子各异。在5月—7月的生长初期，马缨杜鹃的光合速率快速增加，气孔导度是此阶段内影响马缨杜鹃光合速率的决定性因素，空气相对湿度则是影响光合速率的重要环境因子，可通过增加空气湿度来激发光合潜能以促进生长；在7月—10月的生长盛期，P_n较高且稳定，但受昆明地区独特气候的影响，较低的气温是该阶段影响光合生理的重要因素，可通过适当提高气温来增加马缨杜鹃的光合速率，促进快速生长；在10月之后的生长后期，光合速率逐渐降低，PSII 光化学效率和气孔导度是此阶段影响光合速率的重要因子，此阶段可适当提高环境温度和空气湿度以延长其生长季，这对其度过漫长的生长后期以及为来年的快速生长期储备营养至关重要。

参考文献：

BERNACCHI CJ, PORTIS AR, NAKANO H, et al., 2002. Temperature response of mesophyll conductance. Implications for the determination of Rubisco enzyme kinetics and for limitations to photosynthesis *in vivo* [J]. Plant Physiol, 130: 1992-1998.

CAI JG, WEI MQ, ZHANG Y, et al., 2017. Effects of shading on photosynthetic characteristics and chlorophyll fluorescence parameters in leaves of *Hydrangea macrophylla* [J]. Chin J Plant Ecol, 41(5): 570-576. [蔡建国, 韦孟琪, 章毅, 等, 2017. 遮阴对绣球光合特性和叶绿素荧光参数的影响[J]. 植物生态学报, 41(5):570-576.]

CAI YF, LI SF, LI SF, et al., 2014. How do leaf anatomies and photosynthesis of three Rhododendron species relate to their natural environments [J]. Bot Stud, 55(1): 36-44.

CAI YF, WANG JH, LI SF, et al., 2015. Photosynthetic response of an alpine plant, *Rhododendron delavayi* Franch. to water stress and recovery: the role of mesophyll conductance[J]. Front Plant Sci, 6:1089. doi:10. 3389/fpls. 2015. 01089.

CAMPOS H, TREJO C, PENA-VALDIVIA CB, et al., 2014. Stomatal and nonstomatal limitations of bell pepper (*Capsicum annuum* L.) plants under water stress and re-watering: delayed restoration of photosynthesis during recovery [J]. Environ Exp Bot, 98: 56-64.

CAROLINE VM, ROGER CA, 2003. Seasonal variation in photosynthetic rates influences success of an invasive plant, garlic mustard (*Alliaria petiolata*) [J]. Am Midl Nat, 150(2): 231-245.

CHANDRA S, 2003. Effects of leaf age on transpiration and energy exchange of *Ficus glomerata*, a multipurpose tree species of central Himalayas [J]. Physiol Mol Biol Plants, 9: 255-260.

CHAVES MM, FLEXAS J, PINHEIRO C, 2009. Photosynthesis under drought and salt stress: regulation mechanisms from whole plant to cell [J]. Ann Bot, 103: 551-560.

CHENG HT, LIQ F, LIU JK, et al., 2018. Seasonal changes of photosynthetic characteristics of *Alpinia oxyphylla* growing under *Hevea brasiliensis* [J]. Chin J Plant Ecol, 42(5): 73-82.[程汉亭, 李勤奋, 刘景坤, 等, 2018. 橡胶林下益智光合特性的季节动态变化[J]. 植物生态学报, 42(5):73-82.]

CHEN Y, YU J HUANG B., 2015. Effects of elevated CO_2 concentration on water relations and photosynthetic responses to drought stress and recovery during rewatering in Tall Fescue [J]. J Am Soc Hortic Sci, 140: 19-26.

DE SOUZA TC, MAGALHAES PC, DE CASTRO EM, et al., 2013. The influence of ABA on water relation, photosynthesis parameters, and chlorophyll fluorescence under drought conditions in two maize hybrids with contrasting drought resistance [J]. Acta Physiol Plant, 35: 515-527.

DIE JV, ARORA R, ROWLAND LJ, 2017. Proteome dynamics of cold-acclimating Rhododendron species contrasting in their freezing tolerance and thermonasty behavior [J]. PLoS ONE, 12(5): e0177389.

DUAN X, CHEN X, ZHAO YY., 2007. Study on growth regularity and technology of Handeliodendron sowing seeds [J]. Seed, 26(10): 85-87. [段旭, 陈训, 赵洋毅, 2007. 马缨杜鹃播种苗的生长规律研究[J]. 种子, 26(10):85-87.]

DU QJ, DAI KR, LI JM, et al., 2015. Effect of sub-low temperature and drought stress on characteristics of photosynthetic and fluorescence kinetics in tomato leaves [J]. Chin J Appl Ecol, 26(6): 1687-1694. [杜清洁, 代侃韧, 李建明, 等, 2015. 亚低温胁迫与干旱胁迫对番茄叶片光合及荧光动力学特性的影响[J]. 应用生态学报, 26(6):1687-1694.]

FANG MY, FANF RZ, HE MY, 2005. Flora of China [M]. 14th ed. Beijing: Science Press; St. Louis: Missouri Botanical Garden Press, Vol.14: 242-517.

FLEXAS J, BARON M, BOTA J, et al., 2009. Photosynthesis limitations during water stress acclimation and recovery in the drought-adapted *Vitis* hybrid Richter-110 (*Vitis. berlandieri*×*V. rupestris*) [J]. J Exp Bot, 60(8): 2361-2377.

HARLEY PC, LORETO F, DI MARCO G, et al., 1992. Theoretical considerations when estimating the mesophyll conductance to CO_2 flux by analysis of the response of photosynthesis to CO_2 [J]. Plant Physiol, 98(4): 1429-1436.

HUANG CL, CHEN X, GAO GL, et al., 2010. Study on organ growth rule and correlativity of one-year-old seedlings of *Rhododendron agastum* [J]. For Sci Technol, 35(2): 5-7. [黄承玲, 陈训, 高贵龙, 等, 2010. 迷人杜鹃 1 年生苗生长规律及相关关系研究[J]. 林业科技, 2010, 35(2):5-7.]

HUANG GH, LIANG KN, ZHOU ZZ, et al., 2016. Diurnal and seasonal photosynthetic characteristics and influencing factors in teak clones [J]. J Cent S Univ For Technol, 36(4): 11-16. [黄桂华, 梁坤南, 周再知, 等, 2016. 柚木无性系光合作用的日季节变化及其主要影响因素[J]. 中南林业科技大学学报, 36(4):11-16.]

HUANG JY, WANG GX, FENG Y, et al. Studies of growth rule of one-year-old seedlings of *Rhododendron scabrifolium* Franch [J]. Seed, 2012, 31(11): 41-43.[黄家湧, 王光荀, 冯元, 等, 2012. 糙叶杜鹃一年生播种苗生长规律研究[J]. 种子, 31(11):41-43.]

JIANG ZS, SUN XQ, AI XZ, et al., 2010. Responses of Rubisco and Rubisco activase in cucumber seedlings to low temperature and weak light [J]. Chin J Appl Ecol, 21(8): 2045-2050. [姜振升, 孙晓琦, 艾希珍, 等, 2010. 低温对黄瓜幼苗 Rubisco 与 Rubisco 活化酶的影响[J]. 应用生态学报, 21(8):2045-2050.]

LI C, SU JL, LIU XQ, et al., 2015. Effects of drought stress on seed germination and seedling physiological characteristics of *Rhododendron latoucheae* [J]. Acta Bot Boreal-Occident Sin, 35: 1421-1427. [李畅, 苏家乐, 刘晓青, 等, 2015. 干旱胁迫对鹿角杜鹃种子萌发和幼苗生理特性的影响[J]. 西北植物学报, 35:1421-1427.]

LI X, CHENG HH, ZENG YJ, et al., 2019.Study on photosynthetic characteristics and nitrogen utilization efficiency of super hybrid rice in different periods [J]. J Nucl Agric Sci, 33(5): 144-153. [黎星, 程慧煌, 曾勇军, 等, 2019. 不同时期超级杂交稻光合特性及氮素利用效率研究[J]. 核农学报, 33(5):144-153.]

LI ZB, BAI XX, LI P, et al., 2010. International cooperation frame Jinqiao world famous flowers put extraordinary splendor, *Rhododendron hybrids* introduce development research achievement review in ten years [J]. Bull Agric Sci Technol, 3: 12-14. [李志斌, 白霄霞, 李萍, 等, 2010. 国际合作架金桥世界名花放异彩高山杜鹃引进开发研究十年成就回顾[J]. 农业科技通讯, 3:12-14.]

LIU XZ, SU Q, LI JZ, et al., 2015. Responses of carbon isotopic composition of C_3 and C_4 herbaceous plants to temperature under controlled temperature conditions [J]. Acta Ecol Sin, 35(10): 3278-3287. [刘贤赵, 宿庆,

李嘉竹，等，2015. 控温条件下 C_3、C_4 草本植物碳同位素组成对温度的响应[J]. 生态学报, 35(10):3278-3287.]
LONG SP, BERNACCHI CJ, 2003. Gas exchange measurements, what can they tell us about the underlying limitations to photosynthesis? Procedures and sources of error [J]. J Exp Bot, 54(392): 2393-2401.
MAJOR KM, DUNTON KH, 2000. Photosynthetic performance in *Syringodium filiforme*: seasonal variation in light-harvesting characteristics [J]. Aquat Bot, 68(3): 249-264.
MIYAKE C, AMAKO K, SHIRAISHI N, et al., 2009. Acclimation of tobacco leaves to high light intensity drives the plastoquinone oxidation system-relationship among the fraction of open PS Ⅱ centers, non-photochemical quenching of Chl fluorescence and the maximum quantum yield of PSⅡ in the dark [J]. Plant Cell Physiol, 50: 730-743.
MOERDIJK-POODRTVLIET TCW, BREUGEL PV, SABBE K, et al., 2018. Seasonal changes in the biochemical fate of carbon fixed by benthic diatoms in intertidal sediments [J]. Limnol Oceanogr, 63: 1-20.
NI JZ, WANG W, Yu SJ, et al., 2015. Analysis of growth traits and photosynthetic characteristics of *Bombax ceiba* among different provenances [J]. J Nanjing For Univ (Nat Sci Ed), 39(6): 185-189. [倪建中, 王伟, 郁书君, 等, 2015. 不同种源木棉生长及光合特性研究[J]. 南京林业大学学报(自然科学版), 39(6):185-189.]
SHEN HF, ZHAO B, XU JJ, et al., 2016. Relationship between leaf anatomical structure and heat resistance of 15 *Rhododendron* cultivars [J]. Chin J Appl Ecol, 27(12): 3895-3904. [申惠翡, 赵冰, 徐静静, 2016. 15 个杜鹃花品种叶片解剖结构与植株耐热性的关系[J]. 应用生态学报, 27(12):3895-3904.]
SONG J, LI SF, LI SF, et al., 2019. Effects of shading on photosynthesis and anatomical structure in leaves of *Rhododendron* [J]. Guihaia, 39(6): 802-811. [宋杰, 李树发, 李世峰, 等, 2019. 遮阴对高山杜鹃叶片解剖和光合特性的影响[J]. 广西植物, 39(6):802-811.]
TURNBULL MH, MURTHY R, GRIFFIN KL, 2002. The relative impacts of day-time and night-time warming on photosynthetic capacity in *Populus deltoids* [J]. Plant Cell Environ, 25: 1729-1737.
URBAN O, HOLUB P, KLEM K, 2017. Seasonal courses of photosynthetic parameters in sun- and shade-acclimated spruce shoots [J]. Beskydy, 10 (2): 49-56.
VALENTINI R, EPRON D, DE ANGELIS P, 1995. In situ estimation of net CO_2 assimilation, photosynthetic electron flow and photorespiration in Turkey oak (*Q. cerris* L.) leaves: diurnal cycles under different levels of water supply [J]. Plant Cell Environ, 18: 631-640.
WANG S, CAI YF, LI ZL, et al., 2012. Effect of different light intensities on photosynthetic characteristics of Rhododendron "Furnivall's Daughter"[J]. Acta Bot Boreal-Occident Sin, 32(10): 2095-2101. [王松, 蔡艳飞, 李枝林, 等, 2012. 光照条件对高山杜鹃光合生理特性的影响[J]. 西北植物学报, 32(10):2095-2101.]
WANG YC, ZHANG HJ, DENG HL, 2017. Effect of regulated deficit irrigation at different growth stages on photosynthetic characteristics and fruit quality of Isatis [J]. J Nucl Agric Sci, 31(9): 1847-1855. [王玉才, 张恒嘉，邓浩亮，2017. 不同生育期调亏滴灌对菘蓝光合特性及品质的影响[J]. 核农学报, 31(9):1847-1855.]
WANG ZX, CHEN L, AI J, et al., 2012. Photosynthesis and activity of photosystem II in response to drought stress in Amur Grape (*Vitis amurensis* Rupr.) [J]. Photosynthetica, 50: 189-196.
XI YS, JIANG WB, WEN Y, et al., 2016. Photosynthetic efficiency and its seasonal changes of peach trees with different growth types [J]. Acta Bot Boreal-Occident Sin, 36(9): 1836-1845. [习玉森, 姜卫兵, 文杨, 等, 2016. 不同生长型桃树光合效能及其季节变化特征初探[J]. 西北植物学报, 36(9):1836-1845.]
YANG XF, GUO FQ, 2014. Research advance in mechanisms of plant leaf senescence under heat stress [J]. Plant Physiol J, 50(9): 1285-1292. [杨小飞, 郭房庆. 高温逆境下植物叶片衰老激励研究进展[J]. 植物生理学报, 50(9):1285-1292.]
ZHANG CQ, LUO JF, SU YF, 2002. The research of drought tolerance on 6 species of *Rhododendron* [J]. Guihaia, 22(2): 174-176. [张长芹，罗吉风，苏玉芬，2002. 六种杜鹃花的耐旱适应性研究[J]. 广西植物, 22(2):174-176.]
ZHANG Y, CAI JG, SUN OW, et al., 2019. Research on photosynthetic responses mechanisms of *Hydrangea macrophylla* under water logging stress [J]. J Nucl Agric Sci, 33(4): 182-189. [章毅, 蔡建国, 孙欧文, 等, 2019. 水淹胁迫下绣球光合响应机制的研究[J]. 核农学报, 33(4):182-189.]
ZHANG YP, 1998. A study on the influence of local climate in Yunnan on the development and limitation of flower industry [J]. Agrometeorol Chin, 4: 28-31. [张一平, 1998. 云南地方气候对发展花卉产业的贡献与制约[J]. 中国农业气象, 4:28-31.]